Oriëntatie en oriëntatievlucht bij *Bembex rostrata* L.

door
N. TINBERGEN,
Leiden

Het vermogen van bijen en wespen, om van lange afstanden welgericht naar „huis" terug te keren, waarbij zij blijk geven van een verbluffend goed oriëntatievermogen, heeft van oudsher de aandacht der biologen getrokken. Voor zover ik weet, heeft Fabre voor het eerst geprobeerd, dit oriëntatievermogen experimenteel te onderzoeken. De resultaten van zijn transportproeven met *Cerceris tuberculata* Klug. en *Chalicodoma muraria* Fabr. deden hem geloven dat voor hen gerichte terugkeer naar het nest vanuit gebieden mogelijk was, die zij nog nooit bezocht hadden. Bethe kwam voor honingbijen tot dezelfde conclusie ; hij meende, dat een bij steeds in rechtstreeks contact stond met de plaats waar zich de korf bevindt, en wel door middel van een onbekend zintuig, dat gevoelig zou zijn voor een onbekende energievorm. De vermaarde controverse tussen Bethe en Von Buttel-Reepen, waarin de laatste betoogde, dat voor een verklaring van de oriëntatie der bijen geen „onbekende kracht" nodig was, doch dat de bijen zich de relatieve ligging van de korf ten opzichte van bepaalde bakens in de omgeving herinneren, werd eigenlijk pas definitief beslecht door Wolf, die in een serie boeiende proeven aantoonde dat Von Buttel-Reepen in grote trekken gelijk had. Visuele waarneming van bakens en een verbazingwekkend geheugen voor de relatieve ligging van korf en bakens zijn de voornaamste, hoewel niet de enige, attributen die de honingbij haar oriëntatie mogelijk maken. Voor een geheimzinnige „richtingszin" zijn, voor zover de honingbij betreft, geen aanwijzingen.

Lange tijd bleven de graafwespen en -bijen nog een raadsel. Talrijke later gepubliceerde waarnemingen van verschillende auteurs, die in de literatuur te vinden zijn, versterkten de indruk, die reeds door Fabre's werk gewekt was, dat hier toch werkelijk wel iets meer dan visuele herinnering in het spel zou kunnen zijn. Intussen hebben in de laatste vijftien jaren verrichte proeven bij de bijenwolf, *Philanthus triangulum* Fabr. en de kleine rupsendoder, *Ammophila Adriaansei* Wilcke, die verricht zijn door mijzelf, in samenwerking met W. Kruyt en R. J. van der Linde, resp. door Prof. G. P. Baerends, wel duidelijk aangetoond, dat deze beide soorten zich in principe op dezelfde wijze als de honingbij oriënteren, al verschillen deze drie soorten in détails aanmerkelijk.

Ik geloof, dat we er niet meer aan behoeven te twijfelen, of bij andere solitaire Hymenoptera zal, bij nader onderzoek, eveneens blijken dat Fabre's en Bethe's ideeën niet juist zijn geweest. Hierop wijzen bijv. reeds de bij zo veel soorten waargenomen „oriëntatievluchten" ("locality studies" der Peckhams), die bij het verlaten van het nest uitgevoerd worden. Hierbij maakt een wesp, voordat hij definitief wegvliegt, een aantal steeds grotere rondvluchten boven de onmiddellijke omgeving van het nest, waarbij de waarnemer sterk de indruk krijgt, dat het dier de omgeving nog eens goed in ogenschouw neemt. Experimenteel hebben wij bij *Philanthus* inderdaad kunnen aantonen, dat het dier juist gedurende die oriëntatievlucht de onderlinge ligging van nest en bakens in zijn geheugen prent.

Hierbij gingen wij als volgt te werk. Wanneer een bijenwolf na een periode van regenachtig weer voor het eerst zijn hol verlaat, voert hij meestal een lange oriëntatievlucht uit. Wij legden nu nieuwe bakens neer voordat de dieren naar buiten gekomen waren, en verwijderden die bakens weer dadelijk nadat de dieren hun oriëntatievlucht voltooid hadden. Wanneer zij dan later met een bij terugkwamen, legden wij de bakens weer neer, echter op een iets andere plaats dan waar zij tijdens de oriëntatievlucht lagen. Zonder uitzondering streken de wespen dan met hun bij in de buurt van de bakens neer, en niet bij hun nesthol. Hier was dus bewezen, dat zij zich tijdens de oriëntatievlucht op de nieuwe bakens hadden gedresseerd. Wij namen de duur der oriëntatievluchten in de dertien onderzochte gevallen nauwkeurig op. Het record werd behaald door een wesp, die een oriëntatievlucht van slechts zes seconden maakte, en bij terugkomst zo sterk aan de nieuwe bakens gebonden bleek, dat zij bij dertien achtereenvolgende proeven steeds bij de bakens neerstreek. Tijdens zulk een "locality study" treedt dus een merkwaardig snel leerproces op ! Neemt men dezelfde proef bij wespen, die reeds enige malen achtereen af- en aangevlogen hebben, dan valt hij geheel anders uit. Zulke wespen, die de nestomgeving reeds door en door kennen, leren slechts langzamerhand nieuwe bakens er bij.

In de afgelopen zomer had ik, tezamen met Dr. H. Huber en W. Meyer Ranneft, gelegenheid de "locality studies" van *Bembex* nader te bestuderen. *Bembex* maakt zijn oriëntatievlucht op iets andere wijze dan *Philanthus*. Evenals bij het thuiskomen verheft *Bembex* zich bij het uitvliegen nooit hoog in de lucht, maar blijft op slechts enkele centimeters van de bodem. Terwijl *Philanthus* steeds wijdere en steeds hogere kringen beschrijft, worden de kringen van *Bembex* alleen maar wijder. Onder normale omstandigheden ziet men de oriëntatievlucht van *Bembex* alleen wanneer zij bezig zijn, een nieuw nest te graven. Kennen zij de omgeving eenmaal, dan verlaten zij het nest telkens zonder ook maar een ogenblik „om te kijken". Verandert men nu iets in de nestomgeving,

dan merkt de wesp dit bij thuiskomst dadelijk en aarzelt korter of langer bij het neerstrijken. Verlaat zij dan het nest weer, dan voert zij een oriëntatievlucht uit.

Brengt men een verandering aan, terwijl *Bembex* binnen is, dan merkt men tot zijn verbazing niets van een oriëntatievlucht : de wesp vliegt met haar gewone haast uit, maar is dan ook totaal in de war, wanneer zij daarna met haar vlieg thuiskomst. Na enig zoeken vindt zij dan toch het nest en gaat naar binnen. Wanneer zij dan na korter of langer tijd weer vertrekt, maakt zij echter toch een oriëntatievlucht .

Dit bracht ons op het idee, dat het al of niet optreden van een oriëntatievlucht blijkbaar niet bepaald wordt door de toestand van de nestomgeving zoals de wesp die bij het uitvliegen aantreft, maar door de toestand bij het thuiskomen. Om dit nader te toetsen, moesten wij dus veranderingen aanbrengen, die de wesp bij het thuiskomen zou aantreffen, maar die vóór het uitvliegen weer ongedaan gemaakt moesten kunnen worden. Daarom legden wij bij een aantal nesten tijdens de afwezigheid der bewoonsters een paar grote voorwerpen neer : veldtas, trui, kijker, notitiebloc e.d. De terugkerende wespen waren dan steeds enigszins gedésoriënteerd, en vlogen enige minuten aarzelend of zoekend rond, voordat zij naar binnen gingen. Waren zij tenslotte in het nesthol gekropen, dan namen wij de vreemde voorwerpen weer weg, waarmee de oude toestand weer hersteld was. In al deze gevallen maakten de wespen nu bij het uitvliegen tòch een langdurige oriëntatievlucht, hoewel de oude vertrouwde omgeving toch weer hersteld was !

Deze proeven geven m.i. een aardig kijkje op de psychologie van de oriëntatie. Het was wonderlijk te zien, hoe star het dier aan deze handelwijze vasthield, zich totaal niets aantrekkend van veranderingen in de omgeving die het bij het uitvliegen aantrof, daarentegen sterk tot nieuwe verkenning van het terrein geprikkeld door veranderingen die zich tijdens zijn afwezigheid voltrokken hadden.

Het is misschien niet overbodig te zeggen, dat dit niet gegeneraliseerd kan worden, en dat het heel goed mogelijk is, dat onze conclusie alleen voor *Bembex* geldt. Bij *Philanthus* is het optreden van een oriëntatievlucht lang niet zo sterk aan veranderingen gebonden ; anders dan *Bembex* maakt *Philanthus* vrij geregeld een oriëntatievlucht bij het verlaten van het nest, ook al is er in dagen niets in de omgeving veranderd. Bovendien is, zoals gezegd, de vorm van de oriëntatievlucht bij *Philanthus* heel anders dan bij *Bembex*. Bij andere Fossores gaat het weer anders toe.

Verder is niet alleen de "locality study", maar de hele methode der oriëntatie stellig voor de verschillende soorten heel verschillend. Toevallig hebben wij gemerkt, dat de voorkeur, die *Philanthus* heeft voor boven de grond uitstekende bakens (versus de vlakke vlekking van de bodem), bij *Bembex* veel minder sterk is ;

Bembex let juist sterk op lichtdonker-patronen van de vlakke grond. *Philanthus* en *Bembex* letten verder vrijwel niet op de nestingang, die bij *Bembex* altijd, bij *Philanthus* meestal gesloten is. De pluimvoetbij *Dasypoda*, die zijn nest steeds of misschien bijna steeds open laat, richt zich bij thuiskomst heel sterk op de opening ; wij hebben ons dikwijls er mee geamuseerd, *Dasypoda* te misleiden door zijn nesthol met zand af te sluiten en een paar centimeter verder met ons potlood een gaatje in de grond te prikken.

Deze grote verscheidenheid, niet alleen in de methode der oriëntatie, maar ook in alle overige gedragingen, maakt juist de graafwespen en graafbijen tot zulk een onuitputtelijke bron voor gedragsstudie, en ik kan dan ook niet nalaten, om mij aan te sluiten bij de herhaalde opwekking van Thijsse, en mijn collega's aan te raden, eens een zomervacantie bij de graafwespen of -bijen te gaan doorbrengen.
